УЛК 595.122

ОПИСАНИЕ МАРИТ И ОПРЕДЕЛЕНИЕ СТАТУСА ВИДА MICROPHALLUS PSEUDOPYGMAEUS SP. NOV. (TREMATODA: MICROPHALLIDAE)

© К. В. Галактионов

Зоологический институт РАН Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 E-mail: kirill.galaktionov@gmail.com Поступила 28.05.2009

Мариты *Microphallus pseudopygmaeus* экспериментально выращены в птенцах обыкновенной гаги, которым были скормлены метацеркарии *Microphallus* sp. I Galaktionov, 1980, выделенные из моллюсков *Littorina saxatilis* Баренцева моря. Приведены валидное описание вида *М. pseudopygmaeus*, дифференциальный диагноз с близкородственными видами и синонимия. Выполнен критический анализ коллекционного материала и имеющихся в литературе указаний на находки марит *М. pseudopygmaeus*. Показано, что вид имеет амфибореально-арктическое распространение и обладает уникально широким для трематод спектром первых промежуточных хозяев. В то же время в круг окончательных хозяев *М. pseudopygmaeus* достоверно входят только морские утки-бентофаги, в первую очередь обыкновенная гага.

Вид, о котором пойдет речь в настоящей статье, относится к группе близкородственных видов рода Microphallus, обозначаемых как микрофаллиды группы «рудтаеиз» (Галактионов, 1980а, б, 1983, 1984, 1993; Saville et al., 1997; Galaktionov et al., 2004). Для всех представителей группы характерен диксенный жизненный цикл, в котором отсутствует второй промежуточный хозяин (Белопольская, 1949; Галактионов, 1993). Роль первого промежуточного хозяина играют морские моллюски, преимущественно представители рода Littorina. В них развиваются партеногенетические поколения (материнские столониальные герминальные массы и дочерние спороцисты), причем в дочерних спороцистах формируются инвазионные для окончательных хозяев метацеркарии (Галактионов, Добровольский, 1985). Мариты паразитируют в птицах, связанных с морскими побережьями, — морские утки, чайки и кулики. Исторически сложилось, что все представители группы «рудтаеus», за исключением дальневосточного Microphallus calidris Belopolskaia et Ryjikov, 1963, рассматривались как один вид Microphallus pygmaeus (Levinsen, 1881), впервые описанный под названием Distomum рудтаеит Левинсеном (Levinsen, 1881) по экземплярам из обыкновенной гаги Гренландии. Впоследствии Однер (Odhner, 1905) привел более подробное описание марит М. pygmaeus, основываясь на материале из чаек и обыкновенной гаги. Именно это описание и вошло во все таксономические сводки, а после публикации Белопольской (1949) сведений по жизненному циклу *М. рудмаеиз* укоренилось мнение, что все паразитирующие в *Littorina* spp. микрофаллиды, метацеркарии которых развиваются в дочерних спороцистах без формирования цисты, принадлежат этому виду.

Предпринятый мною анализ показал, что в моллюсках Littorina saxatilis и L. obtusata Баренцева и Белого морей отчетливо различаются 4 морфотипа метацеркарий «*М. pvgmaeus*» (Галактионов, 1980а), которые, как выяснилось в дальнейшем, принадлежат 4 самостоятельным видам. Мариты этих видов были вырашены в птенцах чаек и описаны пол названиями Microphallus pvgmaeus (Levinsen, 1881), M. piriformes (Odhner, 1905), M. triangulatus Galaktionov, 1984 и *M. pseudopygmaeus* (=*Microphallus* sp. I Galaktionov, 1980) (Галактионов, 1980б, 1983, 1984). Описания первых трех видов были даны по вполне половозрелым экземплярам марит и опубликованы в соответствии с положениями ст. 8 Международного Кодекса Зоологической Номенклатуры (МКЗН) (2004). Полученные же при экспериментальном заражении птенцов чаек метацеркариями Microphallus sp. I Galaktionov, 1980 мариты содержали малое число яиц и явно были не до конца сформированы. Поэтому их описание под названием M. pseudopygmaeus было мною приведено только в рукописи диссертации (Галактионов, 1980б), но не оформлено в виде статьи в периодическом издании. Рукопись диссертации не соответствует критериям опубликования ст. 8 МКЗН (2004), и до настоящего времени право на существование имело только название Microphallus sp. I Galaktionov, 1980, и то только применительно к метацеркариям соответствующего морфотипа.

Следует учитывать, что в основе системы трематод лежит строение марит. Поэтому валидным видовым описанием признается только описание мариты. При описании ранее неизвестных личиночных стадий (церкарий, метацеркарий) их следует помечать как larva nova, но не species nova. Название личинки сохраняется вплоть до описания половозрелой особи гермафродитного поколения (мариты), в которую она превращается, пройдя соответствующие стадии онтогенеза. После этого все стадии жизненного цикла получают видовое название, которое носит марита, если речь идет об уже известном виде, или же которое марите присваивается, если ее не удается идентифицировать ни с одним из ранее описанных видов.

К сожалению, в силу допущенной мною в свое время небрежности, название *Microphallus pseudopygmaeus* получило широкое хождение в литературе, особенно в работах экологического характера. Упоминается оно и в таксономических исследованиях (Montoliu et al., 1992; Galaktionov, Skirnisson, 2007), и в работах по паразитофауне птиц (Краснов и др., 1995; Галактионов и др., 1997; Куклин, Куклина, 2005, и др.). Под названием *Microphallus pseudopygmaeus* разные авторы описывали метацеркарий, которых следовало бы именовать *Microphallus* sp. I Galaktionov, 1980, а также и марит, основываясь на описании, приведенном в моей кандидатской диссертации (Галактионов, 19806).

Для того чтобы сделать название *Microphallus pseudopygmaeus* легитимным, необходимо было получить вполне половозрелых марит, провести их дифференциальный диагноз с близкородственными формами и опубликовать в открытой печати. С этой целью мною были поставлены эксперименты по заражению птенцов обыкновенной гаги метацеркариями *Microphallus* sp. I Galaktionov, 1980, в ходе которых удалось вырастить полностью сформированных марит. Их описанию под названием *M. pseudopygmaeus*, дифференциальному диагнозу с близкородственными формами, а также оценке статуса вида посвящена настоящая статья.

Следует отметить, что за время, прошедшее с момента описания метацеркарий Microphallus sp. I Galaktionov, 1980 в литторинах Баренцева и Белого морей, морфологически сходные с этим видом личинки микрофаллид были обнаружены в разных видах литоральных и верхне-сублиторальных моллюсков морей Северной Атлантики. Их сравнительно-морфологическое исследование показало, что все они, включая и описанных Санниа и Джеймсом (Sannia, James, 1977) из исландских сублиторальных гастропод Margarites groenlandicus (Gmelin, 1790) метацеркарий Metacercaria margaritae-groenlandicus I Sannia et James, 1977, принадлежат одному виду (Галактионов, 1993). Этот вывод был подтвержден и молекулярно-генетическими исследованиями, в ходе которых выполнялся сравнительный анализ спектров UP-PCR (ПЦР с универсальным праймером), последовательностей ITS1 рДНК и проводилась кросс-гибридизация UP-PCR продуктов метацеркарий, выделенных из разных видов моллюсков (Galaktionov et al., 2004, 2005; Галактионов и др., 2008). Поэтому метацеркарий, известных ранее под названиями Metacercaria margaritae-groenlandicus I Sannia et James, 1977, Microphallus sp. I Galaktionov, 1980 u Metacercaria cryptonatica-clausa Galaktionov, 1986, следует считать личинками вида Microphallus pseudopygmaeus, описываемого в настоящей статье. Подробная характеристика морфологии вышеперечисленных метацеркарий дана мною ранее (Галактионова, 1986), что позволяет ниже остановиться только на описании строения марит.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Экспериментальная работа проводилась на базе Мурманского морского биологического института Кольского НЦ РАН в пос. Дальние Зеленцы (Восточный Мурман) в июле 1991 г. Моллюски Littorina saxatilis (Olivi, 1792), зараженные спороцистами с инвазионными метацеркариями Microphallus sp. I Galaktionov, 1980, были собраны на литорали губы Ярнышной (Баренцево море). Моллюсков вскрывали под бинокуляром МБС-10. У зараженных экземпляров отделяли висцеральный мешок вместе с локализовавшимися в нем спороцистами, которые содержали полностью сформированных метацеркарий. Эти висцеральные мешки затем были скормлены двум пуховым птенцам обыкновенной гаги (Somateria mollissima L., 1758), которые были взяты из гнезда до первого приема естественной пищи. Птенцов содержали в лаборатории и вскрыли на 4-е сут. с момента заражения.

Обнаруженных в тонком кишечнике экспериментально зараженных птенцов марит микрофаллид отмывали в подогретой примерно до 40 °С морской воде и фиксировали 70%-ным этиловым спиртом с протяжкой под покровным стеклом. Затем эти экземпляры были окрашены борным кармином и заключены в канадский бальзам. На полученных таким образом препаратах исследовали морфологию червей и проводили их измерения с помощью микроскопов МБИ-3У и Olympus CH40. Приведенный в статье рисунок мариты сделан с использованием рисовального аппарата PA-10. Все размеры в тексте и в таблицах даны в микрометрах и основываются на промерах 20 марит. Если размеры указаны через знак умножения, то всегда первой приведена длина, а второй — ширина. В таблице приведен размах вариаций признаков, средняя арифметическая и ее ошибка.

Помимо экспериментального материала мною были исследованы мариты микрофаллид, выделенные из кишечника обыкновенных гаг, добытых на Земле Франца-Иосифа и Шпицбергене в августе—сентябре 1991—1993 гг.

Этот материал был получен при выполнении паразитологического обследования морских птиц и беспозвоночных этих арктических архипелагов в ходе экспедиций Мурманского морского биологического института КНЦ РАН (Галактионов и др., 1994). Также были изучены микрофаллиды, выделенные из кишечника малой (Стеллеровой) гаги (Polysticta stelleri (Pallas, 1769)) и морянки (*Clangula hyemalis* L., 1758), добытых норвежскими коллегами в период зимовки птиц в Варангер-фьорде (Северная Норвегия) в 1996—1997 гг.

Мною были проанализированы препараты микрофаллид, определенные как *Microphallus pygmaeus* из коллекции Британского музея естественной истории (Natural History Museum, London), ознакомиться с которой мне удалось с любезного разрешения доктора Д. И. Гибсона (Dr. D. I. Gibson). Доктор Х. Л. Чинг (Dr. H. L. Ching) любезно передала мне свою коллекцию трематод морских птиц и беспозвоночных прибрежья Канады и США, которую она собирала на протяжении многих лет. Из этой коллекции для целей настоящей работы мною были просмотрены все имеющиеся в ней препараты микрофаллид. В. В. Куклин (Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН) также предоставил мне возможность ознакомиться с препаратами микрофаллид из его коллекции гельминтов птиц Шпицбергена. Пользуясь случаем, хочу выразить вышеупомянутым коллегам свою искреннюю признательность.

РЕЗУЛЬТАТЫ

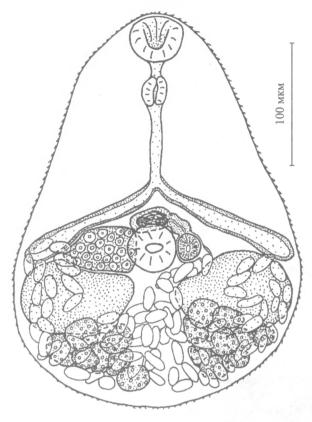
В обоих экспериментально зараженных гагачатах в передней трети тонкого кишечника в изобилии обнаружены зрелые мариты M. pseudopygmaeus, описание которых приведено ниже.

Microphallus pseudopygmaeus sp. nov.

Синонимы: *Metacercaria margaritae-groenlandicus* I Sannia et James, 1977; *Microphallus* sp. I Galaktionov, 1980; *Metacercaria cryptonatica-clausa* Galaktionov, 1986.

Голотип № 3224 и паратипы (мариты) хранятся в коллекции лаборатории паразитических червей Зоологического института РАН (Санкт-Петербург).

Мелкие черви листовидной формы (см. рисунок, таблицу). Генитальный отдел тела несколько превышает по длине локомоторный. Поверхность тела несет мелкие шипики, размер которых постепенно уменьшается по направлению от переднего конца тела к заднему. Ротовая присоска всегда крупнее брюшной. Префаринкс короткий, у некоторых экземпляров, слабо придавленных покровным стеклом, выявить его затруднительно. Глотка небольшая, овальной формы. Кишечные ветви от места бифуркации расходятся под тупым углом и оканчиваются на уровне середины—заднего края брюшной присоски. Семенники крупные, сильно сближены по направлению друг к другу. Их продольная ось примерно в 1.5 раза превышает по длине поперечную. Сумка цирруса располагается между проксимальными участками ветвей кишечника в районе бифуркации и брюшной присоской, обычно заходит за ее передний край. Семенной пузырек, в зависимости от степени заполнения спермой, занимает от половины до 2/3 сумки цирруса. Мужская папилла мелкая, овальной формы. Она примерно в два раза мельче брюшной присоски. Яичник имеет форму неправильного треугольника и всегда по размеру меньше семенников. Располагается он кпереди от переднего края правого семенника и заходит одной из боковых сторон за брюшную присоску. Желточники представлены двумя компактными группами из 6—



Mарита *Microphallus pseudopygmaeus*. Microphallus pseudopygmaeus marita.

12 фолликул каждая, которые лежат позади семенников и частично их перекрывают. Петли матки достигают уровня кишечных ветвей и частично закрывают семенники и яичник.

Мариты из обыкновенной гаги Земли Франца-Иосифа и Шпицбергена, а также из малой (Стеллеровой) гаги Варангер-фьорда полностью идентичны по своей морфометрии червям, экспериментально выращенным в гагачатах, описание которых приведено выше.

Дифференциальный диагноз. К настоящему времени, помимо описывае-мого в настоящей статье *М. pseudopygmaeus*, известно 4 вида микрофаллид группы «рудтаеиз» (Галактионов, 1983, 1984, 1993; Saville et al., 1997; Galaktionov et al., 2004). Вид *М. pygmaeus* (Levinsen, 1881) пес Odhner, 1905, описание марит которого приведено в статье Галактионова (1983), отличают от *М. pseudopygmaeus* существенно более крупные размеры. *М. triangulatus* Galaktionov, 1984 обладает гипертрофированно развитыми заднебоковыми железистыми органами, так называемыми дополнительными присасывательными ямками, что придает телу марит и метацеркарий этого вида характерную треугольную форму (Галактионов, 1984). Этот признак отличает *М. triangulatus* от всех остальных представителей группы, включая и *М. pseudopygmaeus*.

Дальневосточный вид *M. calidris* Belopolskaia et Ryjikov, 1963 имеет более вытянутое, чем *M. pseudopygmaeus* тело, длина которого может достигать 0.57 мм (Цимбалюк и др., 1968). Форма тела *M. calidris* булавовидная, относительно узкий локомоторный отдел по длине примерно в полтора раза пре-

Размеры марит Microphallus pseudopygmaeus Measurements of Microphallus pseudopygmaeus marita

	Источник материала		
Параметры	Экспериментальное заражение гагачат (мои данные)	Экспериментальное заражение белых мышей (по препаратам Чинг)	Морянка из Британской Колумбии (по препаратам Чинг)
Длина тела	270—390	263—324	227—302
	336 ± 5.7	301 ± 14.7	282 ± 13.5
Ширина тела на уров-	140—200	144—166	101—144
не середины пище-	165 ± 3.3	156 ± 4.5	123 ± 6.4
Ширина тела на уров-	200—315	176—209	144—230
не семенников	230 ± 5.8	192 ± 6.8	189 ± 11.2
Диаметр ротовой при-	40—50	40—47	36—43
соски	45 ± 0.7	41 ± 1.8	39 ± 1.4
Длина префаринкса	0—18	0	3—11
	7 ± 1.4		6 ± 2.4
Фаринкс	$22 - 29 \times 18 - 25$	$22-25 \times 18-22$	$21-22 \times 11-18$
	$25 \pm 0.5 \times 22 \pm 0.4$	$23 \pm 1.0 \times 21 \pm 0.9$	$22 \pm 0.2 \times 14 \pm 2.1$
Длина пищевода	50—115	58—86	50—72
	80 ± 4.2	78 ± 7.0	62 ± 6.4
Диаметр брюшной	36—47	32—36	29—36
присоски	41 ± 0.6	33 ± 0.9	32 ± 1.7
Мужская папилла	$18 - 25 \times 18 - 22$	$18-22 \times 16-18$	$21-25 \times 18-22$
	$22 \pm 0.4 \times 19 \pm 0.4$	$21 \pm 0.9 \times 18 \pm 0.5$	$22 \pm 1.3 \times 19 \pm 0.7$
Семенники	$72 - 97 \times 47 - 72$	$50-61 \times 36-54$	$58-72 \times 36-47$
	$84 \pm 1.6 \times 58 \pm 1.4$	$59 \pm 3.7 \times 44 \pm 4.5$	$64 \pm 3 \times 41 \pm 2.3$
Хинник	$43 - 72 \times 25 - 47$	$40-47 \times 25-36$	$36-58 \times 29-36$
	$61 \pm 2.3 \times 35 \pm 1.1$	$43 \pm 1.8 \times 31 \pm 2.7$	$46 \pm 4.5 \times 32 \pm 1.5$
Яйца	$18 - 22 \times 7 - 11$	$22-25 \times 11-14$	$18-22 \times 7-11$
	$21 \pm 0.3 \times 10 \pm 0.2$	$23 \pm 0.6 \times 11 \pm 0.5$	$21 \pm 0.4 \times 10 \pm 0.3$

вышает расширенный генитальный. Грушевидное тело марит *M. piriformes* (Odhner, 1905) Galaktionov, 1983 несколько напоминает *M. calidris*, но локомоторный отдел тела у *M. piriformes* менее развит и примерно равен по длине генитальному (Галактионов, 1983). Помимо формы тела, мариты *M. piriformes* отличаются от марит *M. pseudopygmaeus* большей длиной тела и префаринкса, округлым яичником, передний край которого перекрывает правую ветвь кишечника, а задний располагается примерно на уровне середины брюшной присоски.

Вид *М. pseudopygmaeus*, по-видимому, неоднократно описывался под названием *М. pygmaeus* Levinsen, 1881 (=*Spelotrema pygmaeum*). В настоящее время трудно выяснить, с каким конкретно представителем группы «руд-тавиз» имели дело авторы многочисленных публикаций, посвященных анализу паразитофауны птиц и литоральных моллюсков. В некоторых случаях это все же удается. Вид *М. pseudopygmaeus* был выявлен в охотоморских гагах (Атрашкевич и др., 2008). Летом 2008 г. мне удалось совместно с Г. А. Атрашкевичем и К. В. Регель лично ознакомиться с гельминтофауной обыкновенной гаги севера Охотского моря и убедиться в справедливости регистрации этой птицы в качестве окончательного хозяина *М. pseudopygmaeus*.

Мною были просмотрены препараты микрофаллид из коллекции Чинг, которых она, в свое время, определила как М. рудтаеиз. На препаратах (№ 58 и 59) марит, полученных из экспериментально зараженных метацеркариями белых мышей, все экземпляры, несомненно, принадлежат виду *M. pseudopygmaeus* (см. таблицу). Заражение производилось метацеркариями, выделенными из естественно инвазированных моллюсков Littorina scutulata Gould, 1849, которые были обнаружены Чинг на побережье Вашингтон (США) и Ванкувер (Канада) (Ching, 1961). Под описание M. pseudopygmaeus подходят и мариты из каменушки Histrionicus histrionicus (L., 1758), добытой в США (Friday Harbour, Washington), которых Чинг описывает в той же работе под названием M. pygmaeus (Ching, 1961). K виду M. pseudopygmaeus относятся, на мой взгляд, и мариты из морянки (Clangula hyemalis) на препаратах из коллекции Чинг (№ 62 и 63), также обозначенные на подписях как M. pygmaeus (см. таблицу). Эти птицы были добыты на побережье (Beach Grove) Британской Колумбии, Канада в 1970 г. Следует отметить, что американские M. pseudopygmaeus несколько мельче по размеру европейских, хотя крайние значения параметров во всех случаях, кроме гонад, пересекаются. Подобные различия могут быть связаны с географической, и/или гостальной изменчивостью. Следует также отметить, что размеры гонад сильно зависят от степени зрелости червей и их физиологического состояния и не могут служить надежным диагностическим признаком для микрофаллид (Белопольская, 1963). Измеренные мною мариты из экспериментально инвазированных Чинг белых мышей, которые были вскрыты через 72 ч после заражения, явно недозрелые и содержат небольшое число яиц. Это, наряду с развитием в явно неспецифичном хозяине, также могло стать причиной относительно мелких размеров этих червей.

На препаратах, хранящихся в коллекции Британского музея естественной истории, мариты вида M. pseudopygmaeus были обнаружены мною на препаратах № 7, 8 (папка Microphallidae № 9) и № 24, 25 (папка Microphallidae № 10). Материал получен из обыкновенной гаги, добытой на побережье Восточного Лотиана (East Lothian), Шотландия. На препаратах указано видовое определение Spelotrema pygmaeum, однако собственно вид M. pygmaeus Levinsen 1881 (nec Odhner, 1905) мне на них обнаружить не удалось. На препаратах, помимо M. pseudopygmaeus, мною были идентифицированы также M. triangulatus и triangulatus и triangulatus и triangulatus (Rankin, 1940).

Микрофаллиды из птиц Шпицбергена, хранящиеся в коллекции В. В. Куклина, к сожалению, в очень плохой сохранности (птицы вскрывались после длительного пребывания в замороженном состоянии, и черви на препаратах в значительной степени мацерированы). Это сильно затрудняет видовое определение, что и привело меня к ошибке при первом просмотре коллекции. В результате появились упоминания о единичных находках М. pseudopygmaeus в бургомистрах (Larus hyperboreus Gunnerus, 1767) и куликах морских песочниках (Calidris maritima (Brunnich, 1764)) Шпицбергена (Куклин, Куклина, 2005; Куклин и др., 2005). Повторное исследование препаратов, выполненное на микроскопе Olympus CH40 с использованием метода фазового контраста, позволило выявить на некоторых червях детали внутреннего строения (в том числе мужскую папиллу), основываясь на анализе которых следует признать ранее сделанное определение неверным. Черви из бургомистров скорее принадлежат виду Microphallus pygmaeus, но только не *M. pseudopygmaeus*. Материал же из морских песочников находится в столь плачевном состоянии, что даже родовое определение червей сделать по нему затруднительно.

ОБСУЖЛЕНИЕ

Описываемый в настоящей статье *M. pseudopygmaeus* уникален среди трематод, поскольку обладает удивительно широкой специфичностью к первому промежуточному хозяину. Спороцисты с метацеркариями этого вида зарегистрированы к настоящему времени в североатлантических моллюсках Littorina saxatilis, L. obtusata (L., 1758), L. fabalis (W. Turton, 1825), L. arcana Hannaford Ellis, 1978, L. compressa (Jeffreys, 1865), Epheria vincta (Montagu, 1803), Onoba aculeus (Gould, 1841), Hydrobia ventrosa (Montagu, 1803), Cryptonatica clausa Broderip et Sowerby, 1829, Margarites helicinus (Phipps, 1774), M. groenlandicus, Solariella varicosa (Mighels et Adams, 1842) и северотихоокеанских — Littorina sitkana, Falsicingula kurilensis (Pilsbry, 1905), Boreocyngula martyni (Dall, 1886) (Галактионов, 1993; Галактионов и др., 2008). Другого примера, когда роль первого промежуточного хозяина для одного вида трематод играют моллюски, относящиеся к разным семействам и отрядам Prosobranchia, в литературе не описано. Возможность использования в качестве первых промежуточных хозяев многих видов моллюсков, несомненно, способствовала широкому географическому распространению М. pseudopygmaeus. Это единственный вид трематод птиц, который проник в высокую Арктику, и был зарегистрирован в обыкновенной гаге Земли Франца-Иосифа (Галактионов и др., 1994). В экосистемах прибрежья этого архипелага, куда не проникают бореальные моллюски Littorina spp. — первые промежуточные хозяева для всех остальных микрофаллид группы «рудтаеus», жизненный цикл M. pseudopygmaeus реализуется с участием арктического подвида моллюска Margarites groenlandica umbilicalis (Broderip et Sowerby, 1829). Таким образом, вид *M. pseudopygmaeus* следует считать амфибореально-арктическим.

Метацеркарии *М. pseudopygmaeus* весьма полиморфны и несколько различаются по своей морфометрии в разных видах первых промежуточных хозяев (Галактионов, 1993). Демонстрируют они и высокий уровень генетического полиморфизма, причем по предварительным данным анализа спектров UP-PCR выделяются линии, приуроченные к конкретному виду (группе близких видов) первого промежуточного хозяина, независимые от географического положения мест сбора изолятов (Galaktionov et al., 2005; Галактионов и др., 2008). Это не удивительно, принимая во внимание широкий спектр видов первых промежуточных хозяев, характерных для *М. pseudopygmaeus*. Поэтому резонно предположить, что и морфометрические параметры марит этого вида также могут варьировать. Размах этих вариаций, по всей видимости, выходит за рамки значений показателей, приведенных в таблице.

Из окончательных хозяев вида *М. pseudopygmaeus* на сегодняшний день достоверно можно указать обыкновенную гагу, малую гагу, морянку и каменушку. Значения интенсивности инвазии этим видом обыкновенной гаги могут достигать сотен тысяч экземпляров (Галактионов и др., 1994; Galaktionov, 1996), что определяется высокой долей моллюсков в рационе их питания. Вероятно, мариты *М. pseudopygmaeus* могут паразитировать во многих видах уток, связанных в своем питании с морским побережьем.

В то же время в чайках мариты *М. pseudopygmaeus* не находят подходящих условий для своего развития. Поставленные нами ранее эксперименты по заражению птенцов чаек метацеркариями *М. pseudopygmaeus* окончились неудачей (Галактионов, 1993). Черви существовали в кишечнике птенцов (в разные годы использовались птенцы *Larus argentatus* Pontoppidan, 1763, и *L. marinus* L., 1758) не более двух суток, дорастая до стадии молодой мариты

с несколькими (5—20), преимущественно абортивными яйцами в матке, после чего погибали и удалялись перистальтикой из кишечника. Не были зарегистрированы мариты этого вида и в чайках, исследовавшихся в различных районах Баренцева моря (Галактионов, 1993; Краснов и др., 1995; Галактионов и др., 1997).

В дифференциальном диагнозе уже упоминалось, что регистрацию M. pseudopygmaeus в бургомистрах и куликах морских песочниках на Шпицбергене (Куклин, Куклина, 2005; Куклин и др., 2005) следует признать ошибочной. Достоверные данные об обнаружении М. pseudopygmaeus у чистиковых отсутствуют. Правда, Куклин и Куклина (2005) упоминают о находке микрофаллид группы «pygmaeus» в атлантическом чистике Cepphus grylle (L., 1758) из района Дальних Зеленцов (Восточный Мурман, Баренцево море), однако без видового определения. В желудках этих чистиков были обнаружены моллюски Maragrites helicinus и M. groenlandicus (Куклин, Куклина, 2005), которые играют роль первого промежуточного хозяина только для вида *M. pseudopygmaeus* (см. выше). Таким образом, вполне возможно, что мариты этого вида как раз и были зарегистрированы Куклиным и Куклиной (2005). В то же время нельзя исключить случайный захват атлантическим чистиком литоральных моллюсков Littorina spp., которые на побережье Мурмана заражены метацеркариями всех четырех европейских видов микрофаллид группы «рудтаеиs» (Галактионов, 1993).

Резюмируя, можно отметить, что совокупность имеющихся к настоящему времени данных позволят считать вид *М. pseudopygmaeus* специфичным паразитом морских уток-бентофагов и в первую очередь обыкновенной гаги. Чайки не могут играть роль окончательного хозяина для *М. pseudopygmaeus*, возможность развития марит этого вида в некоторых видах куликов и чистиковых (атлантический чистик и др.) исключить нельзя, но требует уточнения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 07-04-01675 и ИНТАС № 05-1000008-8056.

Список литературы

- Атрашкевич Г. И., Орловская О. М., Регель К. В. 2008. Первые сведения о паразитах охотоморской популяции обыкновенной гаги (Somateria mollissima L.). В кн.: Матер. IV Всерос. съезда Паразитол. общ-ва при РАН «Паразитология в XXI веке проблемы, методы, решения». Т. 1. СПб.: Изд-во «Лема». 36—39.
- Белопольская М. М. 1949. Цикл развития трематоды Spelotrema рудаецт, паразитирующей у птиц. Докл. АН СССР. 66 (1): 133—135.
- Белопольская М. М. 1963. Семейство Microphallidae Travassos, 1920. В кн.: Трематоды животных и человека. Т. 21. М.: Изд-во Академии наук СССР. 259—502.
- Галактионов К. В. 1980а. Четыре типа метацеркарий рода Microphallus из моллюсков Littorina saxatilis и L. obtusata Баренцева и Белого морей. Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 3 (1): 21—28.
- Галактионов К. В. 19806. Партеногенетические поколения трематод семейства Місrophallidae Travassos, 1920 (развитие, размножение, экология). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 24 с.
- Галактионов К. В. 1983. Микрофаллиды группы «рудтаеиs». І. Описание видов Microphallus pygmaeus (Levinsen, 1881) пес Odhner, 1905 и М. piriformes (Odhner, 1905) nom. nov. (Trematoda: Microphallidae). Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 15 (3): 20—30.

- Галактионов К. В. 1984. Микрофаллиды группы «рудтаеиs». II. Описание вида Microphallus triangulatus sp. nov. (Trematoda: Microphallidae). Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 3 (1): 5—11.
- Галактионов К. В. 1986. Метацеркарии семейства Microphallidae Travassos, 1920 из бентических моллюсков юго-восточной части Баренцева моря. Паразитология. 20 (5): 389—396.
- Галактионов К. В. 1993. Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем (опыт анализа на примере представителей семейства Microphallidae). Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 190 с.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. 1985. Развитие и размножение материнского поколения партенит трематод рода Microphallus (Plagiorchiida, Microphallidae). Зоол. журн. 64 (10): 1468—1475.
- Галактионов К. В., Марасаев С. Ф., Марасаева Е. Ф. 1994. Паразиты в прибрежных экосистемах. В кн.: Среда обитания и экосистемы Земли Франца-Иосифа, архипелаг и шельф. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН. 204—211.
- Галактионов К. В., Куклин В. В., Ишкулов Д. Г., Галкин А. К., Марасаев С. Ф., Марасаева Е. Ф., Прокофьев В. В. 1997. К гельминтофауне птиц побережья и островов Восточного Мурмана (Баренцево море). В кн.: Экология птиц и тюленей в морях северо-запада России. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН. 67—153.
- Галактионов К. В., Булат С. А., Алехина И. А., Мокроусов И. В. 2008. Внутривидовая генетическая изменчивость микрофаллид группы «рудтаеus» (Trematoda, Microphallidae) и возможные причины, ее определяющие. В кн.: Матер. IV Всерос. съезда Паразитол. общ-ва при РАН «Паразитология в XXI веке проблемы, методы, решения». Т. 1. СПб.: Изд-во «Лема». 154—159.
- Краснов Ю. В., Матишов Г. Г., Галактионов К. В., Савинова Т. Н. 1995. Морские колониальные птицы Мурмана. СПб.: Наука. 224 с.
- Куклин В. В, Куклина М. М. 2005. Гельминты птиц Баренцева моря: фауна, экология, влияние на хозяев. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН. 290 с.
- Куклин В. В., Галактионов К. В., Галкин А. К., Марасаев С. Ф. 2005. Сравнительный анализ гельминтофауны моевок (Rissa tridactyla (Linneus, 1758)) и бургомистров (Larus hyperboreus Gunnerus, 1767) из различных районов Баренцева моря. Паразитология. 39 (6): 544—558.
- Международный Кодекс Зоологической Номенклатуры. Изд. 4. 2004. М.: Товарищество научных изданий КМК. 223 с.
- Цимбалюк А. К., Куликов В. В., Баранова Т. И. 1968. К биологии Microphallus calidris Belopolskaia et Ryjikov, 1963 (Trematoda: Microphallidae). В кн.: Гельминты животных Тихого океана. М.: Наука. 125—128.
- Ching H. L. 1961. Three trematodes from Harlequin Duck. Can. Journ. Zool. 39: 373-376. Galaktionov K. V. 1996. Impact of seabirds helminths on host populations and coastal ecosystems. Bull. Scan. Soc. Parasitol. 6 (2): 50-64.
- Galaktionov K. V., Skirnisson K. 2007. New data on Microphallus breviatus Deblock et Maillard, 1975 (Microphallidae: Digenea) with emphasis on the evolution of dixenous life cycles of microphallids. Parasitol. Res. 100: 963—971.
- Galaktionov K. V., Bulat S. A., Alekhina I. A., Saville D. H., Fitzpatrick S. M., Irwin S. W. B. 2004. An investigation of evolutionary relationships within «pygmaeus» group microphallids (Trematoda: Microphallidae) using genetic analysis and scanning electron microscopy. Journ. Helminthol. 78: 231—236.
- Galaktionov K. V., Irwin S. W. B., Bulat S. A., Alekhina I. A., Mokrousov I. V., Skirnisson K., Bustnes J. O., Saville D. H., Fitzpatrick S. M. 2005. Population divergence and speciation in digenetic trematodes with two-host life cycles the «pygmaeus» microphallids. Bull. Scan.-Balt. Soc. Parasitol. 14: 57—58.
- Levinsen G. M. R. 1881. Bidrag til Kundskab om Gronlands Trematodfauna. Overs. Danske. Vidensk. Selsk. Forhdl. 1: 52—84.
- Montoliu I., Gracenea M., Deblock S. 1992. Contribution a l'etude des Microphallidae Travassos, 1920 (Trematoda). XLIV. Peut-on lever l'ambiguite de Microphallus fusiformis Reimer, 1963? Ann. Parasitol. Hum. Comp. 67: 166—173.
- Odhner T. 1905. Die Trematoden des arktischen Gebeites. Fauna Arctica. 4: 291-372.
- Sannia A., James B. L. 1977. The Digenea in marine molluscs from Eyjafjordur, North Iceland. Ophelia. 16 (1): 97-109.

Saville D. H., Galaktionov K. V., Irwin S. W. B., Malkova I. I. 1997. Morphological comparison and identification of metacercariae in the «pygmaeus» group of microphallids, parasites of seabirds in western palearctic regions. Journ. Helminthol. 71: 167–174.

DESCRIPTION OF THE MARITAE AND DETERMINATION OF THE SPECIES STATUS OF *MICROPHALLUS PSEUDOPYGMAEUS* SP. NOV. (TREMATODA: MICROPHALLIDAE)

K. V. GALAKTIONOV

Key words: Trematoda, Microphallidae, Microphallus pseudopygmaeus, pygmaeus group, life cycle, adult, metacercaria, host specificity.

SUMMARY

Microphallus pseudopygmaeus belongs to the «pygmaeus» microphallids, a group of closely related species with homotypic two-host life cycle. This cycle involves one intermediate host (littoral or sublittoral gastropods, mostly of the genus Littorina), and bird-invading metacercariae develop within daughter sporocysts. In spite of the fact that the name Microphallus pseudopygmaeus is widespread in special literature, the original description of this species (Galaktionov, 1980) was performed in contravention of the International Code of Zoological Nomenclature. This article is aimed to correct the above defect.

The maritae of *Microphallus pseudopygmaeus* were obtained from the common eider ducklings which were infected experimentally with metacercariae of *Microphallus* sp. I Galaktionov, 1980. These metacercariae were extracted from the naturally infected mollusks *Littorina saxatilis* collected at the Barents Sea coast. The valid description of the species *M. pseudopygmaeus*, its comparison with other representatives of the «pygmaeus» microphallids and synonymy are provided. Detailed analysis of digeneans from marine and coastal birds preserved in the collections of the Zoological Institute RAS (St. Petersburg, Russia) and the Natural History Museum (London, UK) showed that in some cases *M. pseudopygmaeus* was misidentified as *M. pygmaeus*. It has been shown that *M. pseudopygmaeus* has an amphiboreal-arctic distribution and the spectrum of its first intermediate hosts is unequally wide for digeneans. It includes 15 species of north-Atlantic and north-Pacific mollusks belonging to different families and even orders of Prosobranchia. At the same time, the range of final hosts of *M. pseudopygmaeus* is limited by benthophagous marine ducks, first of all the common eider.